Über die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von Philodendron pertusum Schott.

Von **Frank Schwarz,**
stud. phil. in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

Es ist bekannt, dass an den ausgewachsenen Blättern mancher Aroideen Löcher und Einbuchtungen vorkommen, die an jüngeren vollständig fehlen.

Aug. Trécul[1] hat die Entwicklung der an dem Blatte von *Pothos repens* Hort. par. vorkommenden Löcher verfolgt und gibt hierüber Folgendes an:

Die Löcher haben eine runde bis längliche Form und liegen zwischen den Hauptnerven. Sie entstehen erst an dem schon aus der Knospe herausgetretenen und ausgebreiteten Blatte. Der erste Anfang dieser Durchlöcherungen sind Lücken, welche an beliebigen Stellen im schwammigen Gewebe auftreten. Diese Lücken sind secundäre Erscheinungen und unterscheiden sich wesentlich von den früher angelegten normalen, grossen Intercellularräumen. Während letztere von regelmässig angeordneten Zellen begrenzt sind, sind erstere anfangs von dem normalen Parenchym umgeben, das aus unregelmässigen, sternförmigen Zellen besteht. Alsbald entfärben sich diese Zellen um die Lücke herum, ihr Chlorophyll verschwindet und neue Theilungen treten in ihnen auf. Hiedurch verlieren sie ihre ursprüngliche Form und nehmen die Gestalt von Prismen an, deren kleiner Seiten-Abstand parallel der Wandung der Lücke liegt. Die durch diese Anordnung gegebene Regelmässigkeit verliert sich jedoch bald wieder, indem der durch Luft ausgespannte Intercellularraum

[1] Annales des sciences naturelles, 4me Série, Tom. I, pag. 39.

auf die Zellen drückt. Die Ausdehnung der Lücke in Verbindung mit der Zellvermehrung, welche anfangs stattfindet, bewirkt nun eine an der Unterseite deutlich bemerkbare kleine Hervorwölbung. Von oben her ist eine Erhebung schwer zu bemerken, da die Epidermis der Oberseite schon grosse Veränderungen erlitten hat. Sie hat an den Stellen, die der Emporwölbung entsprechen, ihren Charakter als Epidermis verloren, ist frei von Spaltöffnungen und ihre Zellen sind etwas kleiner als an den übrigen unveränderten Blatttheilen. Es hat auch hier, wie im unterliegenden Gewebe, eine secundäre Zellenvermehrung stattgefunden. Diese Zellenvermehrung markirt sich auch an der Oberfläche in kreisförmiger oder elliptischer Zeichnung, je nach der Form der ursprünglichen Hervorwölbung, indem dadurch die benachbarten, nicht an der Veränderung theilnehmenden Zellen ein wenig zusammengedrückt werden. Die oben erwähnte, mit Luft erfüllte Höhlung vergrössert sich und hebt die untere Epidermis empor, die schliesslich zerreisst. Die freien Ränder derselben neigen sich gegen die Mitte der Höhlung zusammen. In der gleichen Weise zerreisst dann auch die obere Epidermis. Die Ausdehnung der Löcher ist von dem Entwicklungszustande der Blätter abhängig. Sie erscheint grösser, wenn jene Veränderungen an Blättern eintreten, die sich noch strecken, während sie an älteren Blättern kleiner ausfällt. In letzterem Falle kann sogar die obere Epidermis unverletzt bleiben.

Das Resultat dieser Untersuchungen von Trécul ist also, dass an dem schon aus der Knospe hervorgetretenen Blatte die Löcher mit der Bildung einer Luftlücke im Blattparenchym beginnen, worauf später das dieselbe nach beiden Blattseiten begrenzende Gewebe zerreisst.

In wiefern diese Angaben richtig sind, vermag ich nicht zu beurtheilen, da mir diese Pflanze nicht zu Gebote stand. Mit Unrecht jedoch schliesst Trécul von *Pothos repens*, wo die Löcher erst an dem schon aus der Knospe herausgetretenen und aufgerollten Blatte erscheinen, auf jene Aroideen, wo sich die Löcher schon an den noch eingerollten Blättern entwickeln. Dagegen spricht wenigstens der Vorgang bei dem von mir untersuchten *Philodendron pertusum* Schott.

An dem nieren- bis herzförmigen Blatte einer erwachsenen Pflanze (Fig. 1) bemerken wir zwischen den ziemlich starken Secundärnerven erstens breite, ziemlich tief gehende Einbuchtungen, zweitens, gleichsam in Fortsetzung derselben nach der Blattmediane, rings von Gewebe umgebene Löcher. Die durch jene Einbuchtungen gebildeten Blattlacinien tragen immer nur einen Secundärnerven, mit Ausnahme derer an der Blattspitze oder Blattbasis, die manchmal auch 2—3 derselben zeigen. Es ist wichtig, dies Verhältniss im Auge zu behalten, damit man weiss, wo man an den jüngeren Blättern die Anfänge der Löcher zu suchen hat. Die jüngeren Stadien finden wir an der in dem Stiele des letzten Blattes eines Astes eingeschlossenen Knospe. Ein jedes Blatt nämlich ist von einer spiralig eingerollten Scheide umgeben, die durch den Stiel des nächst älteren Blattes gebildet wird. In allen Knospen lassen sich, abgesehen von den nur mikroskopisch als Zellhöcker hervortretenden Blattanlagen, drei junge Blätter deutlich unterscheiden. Das jüngste hat fast nur den Blattstiel ausgebildet, an dem beiderseits in Form eines schmalen flügelartigen Saumes die Lamina erkennbar ist. An dem nächst älteren Blatte, die Secundärnerven sind bereits angelegt, haben wir die Anfänge der Loch- und Lacinienbildung zu suchen. Im ältesten, dritten Blatte ist die Differenzirung der Gewebe vollendet, und es sind auch die Lacinien grösstentheils schon entwickelt. Es ist aber weiter selbstverständlich, dass das Alters-, respective Entwicklungsstadium in dem jedes dieser drei Blätter sich befindet, innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt und abhängig ist von dem Alter des zuletzt entwickelten und die ganze Knospe einhüllenden Blattes, da natürlich in dem Falle als dieses Blatt schon lange entfaltet ist, das nächst jüngere schon im Hervorbrechen begriffen und somit in der Entwicklung sehr weit vorgeschritten sein kann, während es in einem anderen Falle (d. i. unmittelbar nach der Entfaltung eines Blattes) ein viel jüngeres Entwicklungsstadium zeigen wird. Dieser verschieden vorgeschrittenen Entwicklung entspricht natürlich auch die Grösse der einzelnen Blätter. So war z. B. in einem Falle das erste Blättchen 0·7 Mm. lang, das zweite 8 Mm., das dritte 65 Mm. lang, in einem anderen Falle 1—9 Mm. bis 80 Mm. lang.

Die ganz jungen Blätter sind vollkommen ganzrandig und undurchlöchert und erst wenn das Blatt ungefähr 8 Mm. lang und 1 Mm. breit ist, treten die Veränderungen auf, welche auf das Entstehen der Löcher Bezug haben. Wir erkennen an solchen Blättern in Flächenansicht rundliche, scharf gegen das übrige Gewebe abgegrenzte Flecke, die dadurch entstehen, dass die Zellen absterben und gebräunt werden. Die Bräunung geht gleichmässig durch das ganze Gewebe (Fig. 5). Die Zellwände in dieser so gebildeten Schuppe[1] waren nur sehr undeutlich zu erkennen, am wenigsten jedoch an der Peripherie derselben, welche sich durch ein krümelig körniges Aussehen charakterisirt.

Beim weiteren Aufhellen[2] sieht man deutlich, dass die Zellen in der Mitte kleiner sind, als die des erhalten bleibenden Gewebes; der krümelige Rand bleibt jedoch unverändert. Obgleich die Schuppe ebensoviele Zellschichten wie das benachbarte Gewebe hat, bemerkt man dennoch an dieser abgestorbenen Stelle mehr an der Aussen- als Innenseite des eingerollten Blattes, eine muldenförmige Vertiefung. Dieselbe mag von dem Absterben und Vertrocknen des Gewebes herrühren. Ich glaube dies besonders desshalb annehmen zu dürfen, weil in einem Falle, wo die Bräunung eben erst eingetreten zu sein schien, auch nichts von einer Vertiefung zu sehen war. Das abgestorbene Gewebe greift an seinem Rande, wie wir dies an Fig. 4 unserer Tafel sehen, mit kurzen Auszackungen zwischen die umliegenden Zellen hinein. Diese sind lang gestreckt und strahlig um die Schuppe angeordnet, so dass es den Eindruck macht, als ob von der Schuppe her ein Zug ausgeübt würde. Sie zeichnen sich ausserdem noch durch eigenthümliche Theilungen aus, die tangential zum Schuppenrande auftreten. Das Gewebe erhält dadurch ein peridermartiges Aussehen und hat wahrscheinlich auch dieselbe physiologische Bestimmung.

Diese so beschaffenen Schuppen sind die ersten Anfänge, sowohl der Einbuchtungen, als auch der weiter gegen den Mittel-

---

[1] Ich wähle der Kürze halber diesen Ausdruck nach der allgemeinen Form der Erscheinung, obgleich hier von keiner Auflagerung abgesonderter Theile die Rede ist.

[2] Ich gebrauchte ein Nitrirungsgemisch von 1 Volumentheil concentrirter Salpetersäure und 3 Volumentheile Schwefelsäure.

nerv zu liegenden Löcher. Sie erscheinen nicht alle zu gleicher Zeit, sondern zuerst an der Spitze des Blättchens, von wo aus sie gegen die Basis zu fortschreiten, was natürlich mit dem basipetalen Wachsthume der Blätter zusammenhängt. In Folge dessen fand ich Stadien, die nur an der Blattspitze die Schuppen zeigten. Die analoge Stelle zwischen den nächsten Secundärnerven, naturgemäss das nächst jüngere Stadium, war vollkommen unverändert geblieben. Obgleich ich ziemlich viele Exemplare untersuchte, war es mir nicht möglich ein jüngeres Stadium zu finden.

Verfolgen wir nun unser jüngstes Stadium weiter, so sehen wir, dass, nachdem alle Löcher und Einbuchtungen als braune Schuppen angelegt sind, die ersten Tertiärnerven erscheinen. Es war mir das immer ein gewisses Zeichen, dass keine weiteren Löcher zu erwarten sind. Hierauf fängt das Blatt an, bedeutend in die Breite zu wachsen, die abgestorbene Schuppe bleibt natürlich unverändert; die Folge davon ist, dass sich dieselbe von dem benachbarten Gewebe trennt (Fig. 6 und 7). Die Loslösung folgt genau den Umrissen des abgestorbenen Gewebes, ohne dass dabei später erhalten bleibende Zellen irgendwie verletzt werden. Eine Zeit lang ist sie auf der einen Seite, und zwar fast immer auf der dem Mittelnerv zugekehrten, noch mit dem Gewebe lose verbunden, bis sie schliesslich abfällt. Während dieser Zeit hat sich auch schon die secundäre Epidermis über den Lochrand gebildet, und zwar aus den äussersten an die Schuppe angrenzenden, peridermartigen Zellen. Längere Zeit erkennt man noch auf Durchschnitten (Fig. 8), die durch den Lochrand geführt werden, die Stellen, wo die ursprüngliche Epidermis aufhört und die secundäre sich hineinschiebt, während dies später nicht mehr erkennbar ist. Die kleineren (tertiären) Nerven sind meistentheils schon angelegt und werden in diesen Stadien verdickt. Aus dem übrigen, bis jetzt aus gleichartigen Zellen bestehenden Mesophyll differenziren sich jetzt die Pallisadenzellen und das schwammige Gewebe. Die Spaltöffnungen, welche erst nach der Ausbildung der Schuppen erscheinen, entwickeln sich besonders auf der Unterseite des Blattes, während sie auf der Oberseite meist dem Verlaufe der Nerven folgen. Bei dem weiteren Wachsthume werden besonders die Löcher am Rande, das sind die späteren Einbuchtungen, in die Länge

gezogen, während die Löcher zunächst dem Mittelnerven mehr die runde Form beibehalten.

Nachdem alle diese Vorgänge sich vollzogen haben, strecken sich die Zellen sehr bedeutend, das Blatt tritt aus seiner Scheide und rollt sich zur Fläche auf. Der Lochrand an dem fertigen Blatte zeichnet sich dadurch aus, dass die Pallisadenzellen und das schwammige Gewebe in der Nähe desselben durch ein Gewebe ohne Chlorophyll und mit etwas stärkeren Wänden vertreten werden. Letzteres stammt von jenen Zellen mit den peridermartigen Theilungen ab. Spaltöffnungen habe ich hier niemals bemerkt, die sich also nur an der primären Epidermis bilden. Zur Vervollständigung habe ich meiner Tafel noch die Zeichnung (Fig. 3) des vollkommen entwickelten Blattrandes im Querschnitte beigefügt. Wir sehen daran, dass sich sowohl die Pallisadenzellen, als auch das schwammige Gewebe mit starker Verjüngung ganz bis an die äusserste Kante vorschieben. Es fehlt also jenes chlorophyllfreie Gewebe, das wir an dem Lochrande bemerkt haben.

Bald nach dem Ausbreiten des Blattes zerreissen die schmalen Gewebebrücken, welche bis dahin die einzelnen Blattlappen am Rande verbunden haben. Dabei findet kein Auseinanderweichen der Zellen statt, sondern es geht ein Riss von innen nach aussen, sowohl durch das Parenchymgewebe, als auch durch das wandläufige Gefässbündel. An dieser unebenen, keineswegs vorgebildeten Rissstelle bildet sich, ebenfalls von innen nach aussen fortschreitend, Periderm, das natürlich vor dem Zerreissen noch nicht anwesend war. Manchmal jedoch, besonders gegen die Basis des Blattes, zeigt sich diese Gewebebrücke zu breit und widerstandsfähig um zu zerreissen. Die Einbuchtungen bleiben also als langgezogene Löcher erhalten.

Es bleibt nun noch übrig, den Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Pflanze und dem Auftreten der Einbuchtungen und Löcher zu berühren. Im Allgemeinen kann man die Behauptung aufstellen, dass sich die Anzahl der Löcher nach der Grösse des Blattes richtet. Die ersten Blätter an jungen Trieben sind wesentlich kleiner (10—20 Ctm. lang) als die später auftretenden An ihnen kommen meistens gar keine oder doch nur wenige Ausbuchtungen, respective Löcher vor. An mittelgrossen Blättern

sind meistens nur die Einbuchtungen vorhanden. An den Blättern einer alten Pflanze, welche eine Länge von circa 65 Ctm. erreichen, treten ausser den Einbuchtungen die Löcher zwischen den einzelnen Secundärnerven oft in der Mehrzahl auf. Manchmal, wenn auch selten, erscheinen dieselben sogar auf den durch die Einbuchtungen gebildeten Lappen.

Auf dieselbe Weise wie bei *Philodendron pertusum* entstehen auch die an den Blättern von *Philodendron pinnatifidum* Schott vorkommenden Einbuchtungen. Hier wie dort sind die jüngeren Blätter in der Knospe ganzrandig und undurchlöchert. Und wenn ich auch nicht die Schuppen selbst gesehen habe, so bemerkt man doch, dass die einzelnen Einbuchtungen ursprünglich nichts als langgezogene Löcher sind, da häufig die Lacinien am Rande noch unter sich in Verbindung getroffen werden, wo dann die Verbindungsbrücken in gleicher Weise wie bei der früher beschriebenen Pflanze zerreissen. Ebenso bemerken wir auch hier die so charakteristische Verschiedenheit des Lochrandes und des Blattrandes.

Die Resultate meiner im botanischen Institute zu Graz unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers Herrn Professors Dr. H. Leitgeb ausgeführten Arbeiten sind folgende:

1. Die Löcher, ebenso wie die Einbuchtungen an dem Blatte von *Philodendron pertusum* Schott entstehen durch Absterben des Gewebes an circumscripten, nicht näher bestimmten Stellen zwischen den Secundärnerven, ohne dass dabei eine sichtbare mechanische Einwirkung stattgefunden hätte.

2. Das absterbende Gewebe besteht aus noch nicht differenzirten, gleichartigen Zellen.

3. Die Erscheinung tritt regelmässig ein, wenn das Blättchen in der Knospe ungefähr 8 Mm. lang ist.

4. Sie hängt mit dem Wachsthume des Blattes zusammen, was wir aus der basipetalen Anlage der braunen Schuppen ersehen.

5. In den Zellen um die Schuppe herum treten Theilungen auf, die dem Gewebe das Aussehen von Periderm verleihen.

6. Die Epidermis, die wir an dem späteren Lochrande sehen, wird von den an die Schuppe grenzenden Zellen bald nach dem Absterben des Gewebes gebildet.

Erklärung der Tafel.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von 1 und 6, wurden mit der *Camera lucida* entworfen.

Fig. 1. (Ungefähr ⅓ der natürlichen Grösse.) Der Umriss und die Hauptnervatur des fertigen Blattes einer erwachsenen Pflanze. An einigen Stellen erscheinen die späteren Einbuchtungen noch als Löcher; das Gewebe, welches die beiden Lacinien verbindet, ist noch nicht zerrissen.

„ 2. 135:1 Querschnitt durch den Rand eines Loches am erwachsenen Blatte. Am Rande die Epidermis (*a*), dann jenes Gewebe, das von den peridermartigen Theilungen um die Schuppe herrührt (*b*) und diesem benachbart das Pallisadengewebe (*c*) (Oberseite des Blattes), das Gefässbündel (*d*) und das schwammige Gewebe (*e*), *f* eine einzelne bastfaserartige Zelle.

„ 3. 135:1 Der äussere Rand eines Blattes im Querschnitte; *a—e* wie in der vorigen Figur, *g* eine Spaltöffnung.

„ 4. 425:1 Die braune Schuppe (*s*) noch im Zusammenhang mit dem umliegenden Gewebe. Rings herum die länglichen Zellen (*l*) mit peridermartigen Theilungen. Ansicht von der Fläche aus.

„ 5. 425:1 Die Schuppe mit dem benachbarten Gewebe im Querschnitte. Das absterbende Gewebe etwas zusammengefallen. Bedeutung der Buchstaben wie in der vorigen Figur.

„ 6. (Ungefähr das Zehnfache der natürlichen Grösse.) Die linke Seite eines jugendlichen Blattes aufgerollt und mit der Nadel vom Mittelnerv losgetrennt. Die Tertiärnerven (*t*) eben erst angelegt. Die Schuppen (*s*) an der Aussenseite schon losgetrennt, während sie nach der Seite des Mittelnerven noch mit dem umliegenden Gewebe zusammenhängen.

„ 7. 270:1 Eine Schuppe (*s*) zum Theil losgetrennt, zum Theil noch zusammenhängend. Flächenansicht.

„ 8. Querschnitt durch den Lochrand eines noch in der Knospe befindlichen aber der Entfaltung nahen Blattes. Die secundäre Epidermis (*h*) zwischen die primäre (*i*) hineingeschoben. Die Gefässe (*f*) der Tertiärnerven noch nicht verdickt.